# ANATOMÍA FOLIAR DE ALGUNAS GRAMÍNEAS ALPINAS Y SUBALPINAS DEL EJE VOLCÁNICO TRANSVERSAL, MÉXICO

Maricela Gómez-Sánchez[1] and Kathia Georgina Téllez-Pimienta

*Universidad Autónoma de Querétaro*
*Facultad de Ciencias Naturales, Licenciatura en Biología*
*Ave. de las Ciencias s/n, 76230 Juriquilla*
*Querétaro, MÉXICO*
*gomezs@uaq.mx*

## RESUMEN

Las prominencias topográficas más altas del Eje Volcánico Transversal albergan pastizales alpinos y subalpinos cuya extensión es reducida y sus hábitats son frágiles. Se estudió la anatomía foliar de 21 especies de gramíneas que habitan estos pastizales, de las cuales 13 son alpinas y ocho subalpinas. Se identificaron dos tipos anatómicos, Pooide y Cloridoide y las vías fotosintéticas C-3 y C-4. Se determinaron nueve caracteres diagnósticos en la epidermis abaxial y 17 en la estructura interna de la lámina foliar. Existen diferencias anatómicas importantes entre las especies de los pastizales alpinos y los subalpinos. A mayor altitud, mayor es el estrés ambiental que enfrentan las especies. Así, en la lámina foliar aumenta el desarrollo de fibras, el tamaño de las células buliformes es mayor, las células incoloras son conspicuas, el clorénquima se reduce, los aguijones aumentan en tamaño y grosor y los estomas se reducen en número. El patrón anatómico de las especies muestra relación estrecha con las condiciones ambientales donde habitan.y es similar al de las especies de zonas desérticas.

## ABSTRACT

The highest elevations in the Transmexican Volcanic Belt contain alpine and subalpine grasslands with a reduced extension and their habitats are fragile. The leaf blade anatomy of twenty-one species of grasses that grow in these grasslands was studied. Thirteen species are alpine and eight subalpine. Two anatomical types, Pooid and Cloridoid, and the C-3 and C-4 metabolic pathways were identified. Nine diagnostic characters in the abaxial epidermis and seventeen in the internal structure of the leaf blade were determined. There are important anatomical differences between the species that grow in the alpine grasslands and those from the subalpine. With increasing altitude, there is greater environmental stress for these prairie species. Thus, with increasing altitude the presence of fiber in the leaf blade and the size of the bulliform cells increase along with increases in the size and thickness of the prickles, the colorless cells are conspicuous. In contrast, the chlorenchyma and the stomata number are reduced with altitude. The anatomical pattern of the species shows a close correspondence with the environmental conditions where they grow and it is similar to the species of desert zones.

## INTRODUCCIÓN

El Eje Volcánico Transversal es un sistema montañoso que cruza transversalmente México, en su mayor parte entre los paralelos 19° y 20° N. Esta área se sitúa a lo largo de unos 950 km desde la región del Volcán Ceboruco al poniente hasta el Pico de Orizaba al Oriente (Rzedowski 1978). En México, el Eje Volcánico Transversal incluye las prominencias topográficas de mayor altitud que, en sus partes altas albergan manchones de vegetación alpina y subalpina y el área total ocupada por esta vegetación es reducida y está sujeta a cambios ecológicos.

Entre 3500 y 4500 m de altitud se observan comunidades de gramíneas amacolladas, denominadas pastizales o zacatonales alpinos y subalpinos. Los pastizales alpinos se localizan por encima del límite de la vegetación arbórea. El límite superior de este pastizal se sitúa alrededor de 4300 m de altitud, aunque algunas especies de plantas crecen más allá de 4500 m. Los pastizales subalpinos se ubican en claros situados en medio de bosques de *Pinus* L., *Quercus* L. y *Abies* Mill. y la cota aproximada de 4000 m señala la altitud máxima que alcanza el bosque (Rzedowski 1975 y 1978; McDonald 1998).

Las regiones alpinas de México representan uno de los centros más ricos, por unidad de área, de especies endémicas estrictas, muchas de las cuales fueron conocidas para la ciencia hace apenas unos años y, salvo sus distribuciones, no existe conocimiento adicional de estas especies raras. Los hábitats de estas regiones

[1]**Autor para correspondencia**

son los más frágiles dada la corta duración de la estación de crecimiento y la lentitud de los procesos de regeneración que siguen a la perturbación (McDonald 1998).

Los pastizales alpino y subalpino, en forma natural, están condicionados por ciertos factores como temperaturas bajas, disponibilidad de agua, intensidad y duración de luz solar y nutrientes, entre otros. De manera artificial, están condicionados por la tala inmoderada y los incendios, estos últimos usados para provocar el brote de retoños que sirven de alimento para el ganado. La vegetación alpina-subalpina del Eje Volcánico Transversal es única en su tipo y de alto interés biológico, muestra una composición florística notoriamente distinta a la de otras regiones alpinas del país (McDonald 1998) y, es de esperarse que, las especies de estos ambientes posean rasgos anatómicos distintivos y propios de su hábitat.

Los estudios en gramíneas alpinas y subalpinas son pocos y en su mayoría han tenido, principalmente, un enfoque taxonómico donde la anatomía se considera parcialmente. Así, se han abordado revisiones taxonómicas y descripciones de nuevas especies de los géneros *Festuca* L., *Sporobolus* R. Br., *Triniochloa* Hitchc., *Trisetum* Pers., *Muhlenbergia* Schreb., entre otros (González-Ledesma 1991; González y Koch 1994; González-Ledesma et al. 1995, 1998; Hernández y Engleman 1995; Peterson y Herrera-Arrieta 2001; Reyes 2004; Cruz Díaz 2005). Algunos estudios que detallan la anatomía foliar han permitido separar géneros (Valdés-Reyna y Hatch 1995) como *Erioneuron* Nash y *Dasyochloa* Willd. ex Rydb., establecer grupos y subgrupos de las especies mexicanas de *Eragrostis* Wolf (Gómez-Sánchez y Koch 1998), proponer la separación de *Swallenia alexandrae* (Swallen) Soderstr. & H.F. Decker de la subtribu Monanthochloinae Pilg. ex Potzal (Gómez-Sánchez et al. 2001), delimitar algunas especies de *Trisetum* (Hernández y Engleman 1995) y de *Muhlenbergia* (Peterson y Herrera-Arrieta 2001), entre otros.

Este estudio describe y analiza la anatomía de la lámina foliar de algunas gramíneas que habitan en zonas alpinas y subalpinas provenientes de los principales picos montañosos del Eje Volcánico Transversal, en México. Asimismo, los patrones de los gradientes ecológico y geográfico se comparan con las características anatómicofoliares de los diferentes taxa.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Muestras de especímenes de 21 especies se obtuvieron de los Herbarios CHAPA, ENCB, IEB y QMEX, acrónimos según Holmgren et al. (1990). De cada especie, se estudiaron 1–16 especímenes según la disponibilidad de material. Hojas basales maduras se rehidrataron con agua caliente durante 1–5 minutos. De la parte media de la lámina foliar se hicieron cortes transversales a mano libre con navaja de afeitar para observar la estructura interna. Los cortes se trataron con hipoclorito de sodio al 6% (cloro de uso doméstico) para aclarar y suavizar los tejidos y posteriormente se lavaron con agua corriente. La epidermis abaxial se aisló mediante la técnica de raspado directo y las muestras permanentes se montaron con jalea glicerinada, sin tinción (Gómez-Sánchez y Koch 1998). La epidermis adaxial no se aisló debido a la presencia de surcos fuertemente profundos.

Los caracteres y estados de carácter se seleccionaron por observación directa al microscopio para definir diferencias anatómicas entre especies. Mediante observación se hizo una comparación de los patrones anatómicos entre especies y éstos se compararon con el hábitat. La anatomía foliar se definió con la terminología y descripción de acuerdo a Ellis (1976, 1979) con algunas modificaciones según Gómez-Sánchez y Koch (1998). Las figuras de la anatomía foliar de las especies se elaboraron con ayuda de un microproyector o por observación directa al microscopio. En el caso de la epidermis, están orientadas de tal manera que el eje longitudinal de la lámina foliar aparece en posición horizontal en la ilustración y el ápice de la lámina se ubica a la derecha.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La anatomía foliar se estudió en 21 especies de gramíneas, seleccionadas por su presencia destacada en los principales picos montañosos del Eje Volcánico Transversal, de las cuales 13 son alpinas y ocho subalpinas (Cuadro 1). La lámina foliar mostró 17 caracteres diferenciales en la estructura interna y nueve en la epidermis

CUADRO 1. Especies estudiadas y ambiente en que habitan.

| Especie | Ambiente |
|---|---|
| *Agrostis bourgeaei* | Subalpina |
| *A. subpatens* | Subalpina |
| *A. tolucensis* | Subalpina |
| *Bromus anomalus* | Alpina |
| *B. exaltatus* | Alpina |
| *Calamagrostis orizabae* | Alpina |
| *C. tolucensis* | Alpina |
| *Deschampsia liebmanniana* | Alpina |
| *Dissanthelium californicum* | Subalpina |
| *Festuca hephaestophila* | Alpina |
| *F. livida* | Subalpina |
| *F. rosei* | Alpina |
| *F. tolucensis* | Subalpina |
| *Muhlenbergia nigra* | Alpina |
| *M. orophila* | Alpina |
| *M. quadridentata* | Alpina |
| *Peyritschia koelerioides* | Alpina |
| *Phleum alpinum* | Subalpina |
| *Poa annua* | Subalpina |
| *P. orizabensis* | Alpina |
| *Triniochloa stipoides* | Alpina |

abaxial. Con base en la anatomía foliar se identificaron los tipos anatómicos Pooide y Cloridoide. Las especies se arreglaron en dos grupos: Alpino y Subalpino. En el grupo Alpino se identificaron los dos tipos anatómicos, que corresponden a las rutas metabólicas $C_3$ y $C_4$. El grupo Subalpino posee especies con tipo aatómico Pooide y metabolismo $C_3$ (Brown 1958; Ellis 1977).

Las plantas $C_3$ tienen anatomía no-Kranz y las plantas $C_4$ tienen anatomía Kranz o de corona (Brown 1977; Ellis 1977). Las especies no-Kranz ($C_3$) fijan el $CO_2$ fotosintético mediante la enzima ribulosa 1,5-difosfato carboxilasa y el primer producto es el ácido 3-fosfoglicérico (3-PGA), proceso que sucede en las células clorenquimatosas del mesófilo (Brown 1975 y 1977, Ellis 1977, Gould y Shaw 1983). Anatómicamente estas plantas muestran una vaina interna de paredes gruesas que rodea todos los haces vasculares, o por lo menos los primarios. Al exterior de esta vaina se sitúa otra vaina parenquimatosa que carece de cloroplastos o tiene pocos y de menor tamaño que los cloroplastos del mesófilo. El mesófilo está dispuesto irregularmente (Ellis 1977). Las especies Kranz ($C_4$) fijan el $CO_2$, durante las horas de luz, en las células del mesófilo mediante la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa y el primer producto de la fotosíntesis es el ácido oxalacético, ácido málico o ácido aspártico. Estos productos son transferidos a las células de la vaina Kranz donde sucede la descarboxilación y luego la fijación (Brown 1975 y 1977; Ellis 1977; Hattersley y Watson 1976). La anatomía de estas plantas se distingue por poseer una o dos vainas pero, siempre muestran una vaina parenquimatosa (Kranz) alrededor de los haces vasculares separándolos de las predominantes células del mesófilo. Esta vaina tiene sus células grandes y con paredes más gruesas y tienen cloroplastos en mayor cantidad y tamaño que aquellos del mesófilo. El mesófilo es regular y se dispone radialmente alrededor de los haces vasculares (Ellis 1977; Johnson y Brown 1973) y con frecuencia es atravesado por columnas de células incoloras.

***Anatomía foliar de Gramíneas Alpinas.***—La mayoría de las especies alpinas habitan principalmente por encima de 3500–4500 m de altitud, aunque llegan a crecer en zonas boscosas y en niveles altitudinales inferiores. Estas plantas son herbáceas, perennes, rizomatosas, desarrollan macollas robustas y fuertes y alcanzan de 30–70 cm de altura. Su presencia es notoria en claros de bosques de *Pinus*, en lugares perturbados, a la orilla de caminos y en pastizales alpinos. Este grupo de especies posee rasgos anatómicos en la lámina foliar que lo protegen contra las adversidades del clima propias de los pastizales alpinos o zacatonales,

donde la insolación es alta, la disponibilidad de agua es baja, las sequías y temperaturas son extremas, ocasionalmente hay heladas y los vientos son fuertes. En estas zonas, al igual que en las áreas secas o desérticas, ocurre el fenómeno llamado "verano de día, invierno de noche", ya que durante las horas de insolación se alcanzan temperaturas bastante altas y, al llegar la noche, la temperatura desciende tanto que generalmente el suelo se congela y las plantas no pueden disponer de agua. Esto permite que las plantas muestren rasgos morfológicos que también son propios de aquellas que crecen en ambientes secos y desérticos (Smith y Young 1987). En las zonas subalpinas es común encontrar representantes arbóreos de los géneros *Juniperus*, *Pinus* y *Abies* (Starker 1950) por lo que en estas áreas los vientos no son tan fuertes. A mayor altitud, más desarrollados son los rasgos anatómicos que proporcionan protección contra la evapotranspiración, los daños mecánicos y la insolación, tales como los estomas protegidos, desarrollo de aguijones grandes, micro y macropelos, desarrollo conspicuo de fibras y dispuestas en trabas y células buliformes en abanico y grandes que intervienen en la involución de la lámina, entre otras.

Las especies alpinas exhiben un patrón anatómico distintivo. La lámina foliar muestra cuerpos de sílice y ganchos numerosos, las púas son largas y de base ancha sobre el margen, el esclerénquima está dispuesto en trabas o en hebras de tres células de ancho y 6–8 células de alto, el clorénquima es reducido y las células buliformes son grandes que se disponen en formas diversas, y las células incoloras son conspicuas. Las especies alpinas son de fisiología $C_3$, excepto las tres especies de *Muhlenbergia* que son $C_4$. Este metabolismo les confiere rasgos anatómicos adicionales que les aseguran su desarrollo en estas zonas.

***Epidermis abaxial.***—Los caracteres anatómicos diferenciales de las especies alpinas se muestran en el Cuadro 2. Todas las especies alpinas desarrollan ganchos en las regiones costal e intercostal y son de tamaño mediano y base ancha (Figs. 1 y 2). Púas más grandes (Figs. 2, 3 y 4) y de base más ancha que los estomas y se desarrollan sobre el margen. Esta presencia de aguijones (ganchos o púas) refleja la continua condición de sequía a la que las especies están expuestas (Ellis 1979; González-Ledesma et al. 1995; Gómez-Sánchez et al. 2001; Mejía-Saulés y Gómez-Sánchez 2001) y, a mayor estrés hídrico, mayor es la cantidad y el tamaño de los aguijones y el grosor de sus paredes. El estrés hídrico es habitual en las zonas alpinas, pues la disponibilidad de agua se reduce por la congelación y la alta evaporación producida por la intensa radiación solar. Así entonces, la presencia de aguijones, en las especies alpinas, proporciona un mecanismo de protección contra el daño provocado por la insolación proyectando sombra sobre la lámina y reduciendo el calentamiento y la excesiva pérdida de agua. A mayor tamaño y frecuencia de los aguijones, mayor es la sombra que proyectan y se reduce la exposición a la sequía a la que estas especies están expuestas. En *Poa orizabensis* Hitchc. (Fig. 4), *Triniochloa stipoides* (Kunth) Hitchc. (Fig. 13), *Calamagrostis orizabae* (Rupr. ex E. Fourn.) Beal (Fig. 10), *Calamagrostis tolucensis* (Kunth) Trin. ex Steud. (Figs. 2 y 21), *Muhlenbergia nigra* Hitchc. (Fig. 6) y *Muhlenbergia quadridentata* (Kunth) Trin. (Fig. 8) los aguijones son más abundantes y de mayor tamaño que en el resto de las especies alpinas. Esto explica que dichas especies predominen en los zacatonales alpinos (Rzedowski 1978) y se desarrollan en los hábitats de mayor altitud. *Triniochloa stipoides* (Fig. 13) es la única especie con macropelos en su epidermis. Estos resultados sugieren que en el resto de las especies alpinas los micropelos y los macropelos no son necesarios ó bien son remplazados por aguijones.

Las especies alpinas muestran en la epidermis abaxial, una cutícula más gruesa que aquella que se observa en el grupo subalpino, sin embargo, en ambos grupos esa cutícula contribuye a regular la pérdida de agua por evapotranspiración.

Los estomas, en algunas especies, no son visibles (Figs. 2, 5, 8–12) probablemente porque están traslapados y ocultos por los aguijones (Gómez-Sánchez y Koch 1998), porque están embebidos en el mesófilo (Salisbury y Rose 1994) y fueron eliminados durante la preparación de la muestra, o bien, porque los estomas están confinados a los surcos adaxiales de la lámina (Gómez-Sánchez et al. 2001). En cualquiera de estos microambientes la temperatura es menor y los estomas están protegidos, por lo que también se reduce la pérdida de agua por transpiración.

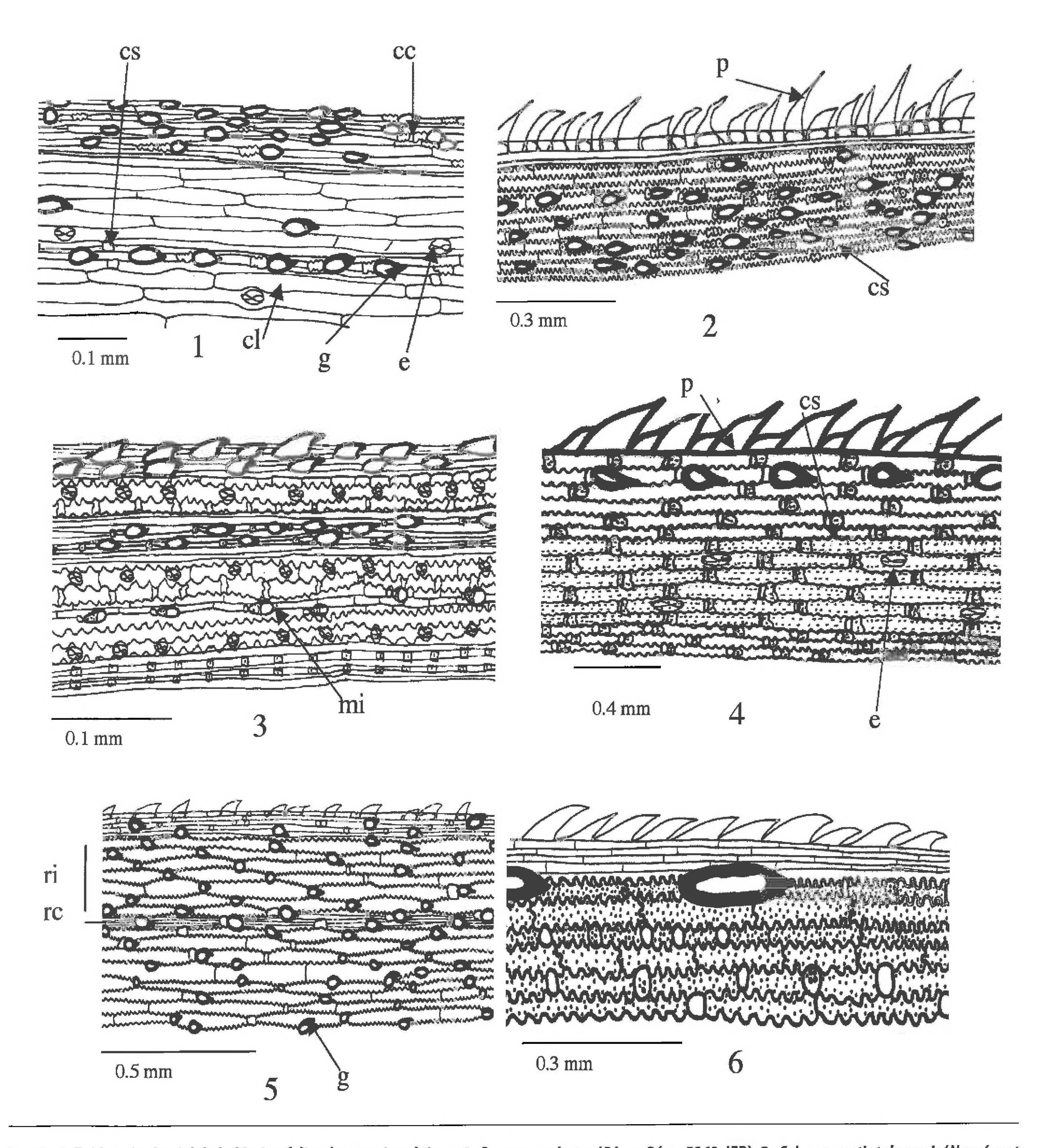
Los cuerpos de sílice son numerosos y más abundantes en las especies alpinas que en las subalpinas y toman formas de hígado (Fig. 5), de pesa (Fig. 8), son redondos (Fig. 6), cuadrados (Fig.1), altos y estrechos

CUADRO 2. Caracteres diferenciales sobre la epidermis abaxial de las especies alpinas. **RC** = región costal. **RI** = región intercostal, **CS** = cuerpos de sílice.

| ***Carácter/especie*** | ***Bromus anomalus*** | ***Bromus exaltatus*** | ***Calamagrostis orizabae*** | ***Calamagrostis tolucensis*** | ***Deschampsia liebmanniana*** | ***Festuca hephaestophila*** | ***Festuca rosei*** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Aguijones costales | presentes | presentes | presentes | presentes | presentes | presentes | presentes |
| Aguijones intercostales | ausentes | presentes | presentes | presentes | presentes | presentes | ausentes |
| Diferenciación de RC y RI | si | si | no | no | si | si | si |
| Forma de estomas | elípticos | elípticos | no vistos | no vistos | elípticos | no vistos | no vistos |
| Disposición de estomas | 2 hileras | 1 hilera | no vistos | no vistos | 1 hilera | no vistos | no vistos |
| Forma de CS | cuadrados y alargados | cuadrados | cuadrados y alargados | redondos y alargados | hígado y redondos | hígado | hígado |
| Macropelos | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Micropelos | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Paredes anticlinales de células largas | lisas a levemente sinuosas | lisas a levemente sinuosas | Lisas a levemente sinuosas | lisas a profundamente sinuosas | lisas a profundamente sinuosas | Leve a profundamente sinuosas | levemente sinuosas |

CUADRO 2 (continuación)

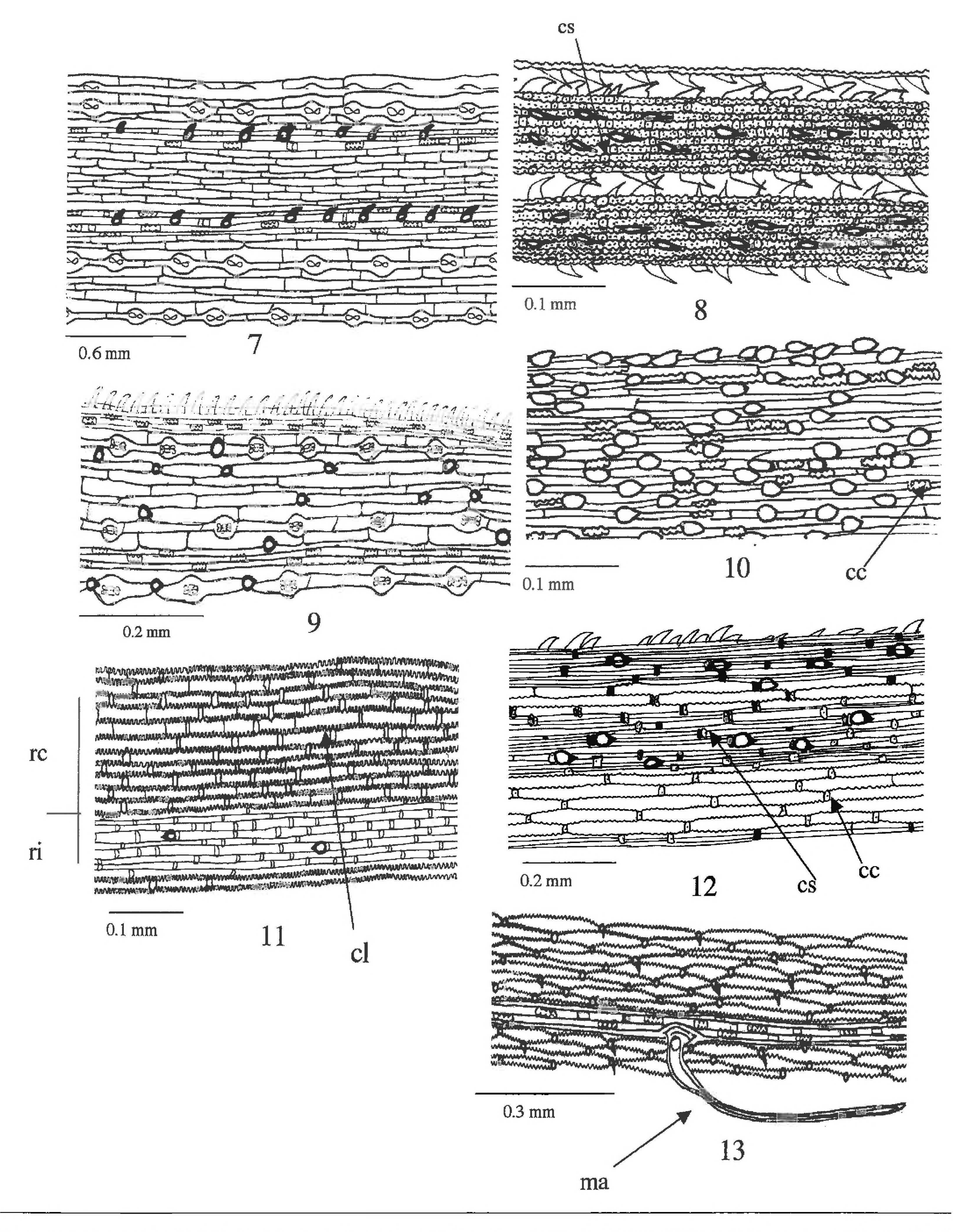
| ***Carácter/especie*** | ***Muhlenbergia quadridentata*** | ***Muhlenbergia nigra*** | ***Muhlenbergia orophila*** | ***Poa orizabensis*** | ***Triniochloa stipoides*** | ***Peyritschia koelerioides*** |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Aguijones costales | presentes | presentes | presentes | presentes | ausentes | ausentes |
| Aguijones intercostales | no vistos | presentes | ausentes | ausentes | presentes | presentes |
| Diferenciación de RC y RI | si | si | si | si | si | si |
| Forma de estomas | no vistos | no vistos | elípticos | elípticos | no vistos | elípticos |
| Disposición de estomas | no vistos | no vistos | 2 hileras | 2 hileras | no vistos | 2 hileras |
| Forma de CS | pesa | redondos | cuadrados | hígado y alargados | cuadrados | alargados |
| Macropelos | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | presentes | ausentes |
| Micropelos | ausentes | presentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Paredes anticlinales de células largas | Profundamente sinuosas | lisas a profundamente sinuosas | profundamente sinuosas | leve a profundamente sinuosas | lisas a levemente sinuosas | lisas |




**Figs. 1–6. Epidermis abaxial de la lámina foliar de especies alpinas. 1.** ***Bromus exaltatus*** **(*Díaz y Pérez 5963*, IEB). 2.** ***Calamagrostis tolucensis*** **(*Narváez et al. 707*, IEB). 3.** ***Muhlenbergia orophila*** **(*Rzedowski 36012*, ENCB). 4.** ***Poa orizabensis*** **(*Rzedowski 38363*, ENCB). 5.** ***Deschampsia liebmanniana*** **(*Koch 76260*, ENCB). 6.** ***Muhlenbergia nigra*** **(*Koch 280*, ENCB). cc = célula corta, cl = célula larga, cs = cuerpo de sílice, e = estoma, g = gancho, mi = micropelo, p = púa, rc = región costal, ri = región intercostal.**

(Figs. 2 y 4), o alargados (Fig. 10). Este incremento en el número de células de sílice sugiere que la lámina de las especies alpinas está expuesta a una transpiración más alta, pues la presencia y acumulación de sílice es un mecanismo que contribuye con soporte y regula la temperatura de la lámina foliar (Kaufman et al. 1985).

Las paredes anticlinales de las células largas y cortas son lisas (Figs. 1, 7, 9 y 10), moderada (Figs. 8 y 12) o profundamente sinuosas (Figs. 6, 11 y 13). Las paredes anticlinales sinuosas de las células largas y los cuerpos de sílice numerosos brindan rigidez a la lámina (Ellis 1979) y la protegen también contra daños mecánicos provocados por el viento o los animales. *Muhlenbergia orophila* Swallen (Fig. 3), *M. nigra* (Fig. 6), *M. quadridentata* (Fig. 8) y *Festuca hephaestophila* Nees ex Steud. (Fig. 11) muestran células largas con paredes




Figs. 7–13. Epidermis abaxial de la lámina foliar de especies alpinas. **7.** *Bromus anomalus* (*Rzedowski 29299*, ENCB). **8.** *Muhlenbergia quadridentata* (*Cortés 1914*, ENCB). **9.** *Peyritschia koelerioides* (*Rzedowski 41933*, ENCB). **10.** *Calamagrostis orizabae* (*Ventura 1824*, IEB). **11.** *Festuca hephaestophila* (*González y García 90*, IEB). **12.** *F. rosei* (*Pérez Cálix 26*, IEB). **13.** *Triniochloa stipoides* (*Rzedowski 42438*, IEB). **cc** = célula corta, **cl** = célula larga, **cs** = cuerpo de sílice, **ma** = macropelo, **rc** = región costal, **ri** = región intercostal

anticlinales moderada o profundamente sinuosas que brindan rigidez a la lámina lo que sugiere que son especies que resisten fácilmente daños mecánicos provocados por el viento (Ellis 1979).

***Estructura interna.***— Los caracteres anatómicos diferenciales de la estructura interna que distinguen a las especies alpinas se muestran en el Cuadro 3. El esclerénquima es copioso y forma hebras (Fig. 22) o trabas (Figs. 14, 16, 23 y 25) orientadas adaxial o abaxialmente como una extensión de la vaina de los haces vasculares. Algunas veces, el esclerénquima se desarrolla en bandas (Fig. 18 y 26) que recorren la anchura de la lámina. Su presencia sugiere una baja disponibilidad de agua, que es un elemento importante de sostén, y que evita la apertura total de la lámina impidiendo que ésta tenga una prolongada exposición a la luz solar (Ellis 1976). Las trabas hacen las veces de varillas proporcionando sostén a la lámina y amortiguan los daños mecánicos provocados por los fuertes vientos, pues las fibras ofrecen a la lámina resistencia mecánica y evitan su colapso. Por el contrario, un desarrollo escaso de fibras explica la presencia de culmos laxos y hojas delicadas y frágiles, en gramíneas que habitan ambientes húmedos o menos adversos (Gómez-Sánchez y Koch 1998; Nava-Rojo et al. 2002).

Una quilla conspicua provista de grandes y fuertes trabas o hebras de esclerénquima es evidente en.*Bromus exaltatus* Bernh. (Fig. 14), *Triniochloa stipoides* (Kunth) Hitchc. (Fig. 17), *Poa orizabensis* (Fig. 19), *Deschampsia liebmanniana* (E. Fourn.) Hitchc. (Fig. 22) y *Festuca hephaestophila* Nees ex Steud. (Fig. 24). Esta quilla proporciona sostén y está asociada al control de la pérdida de agua por lo que sugiere que estas especies están expuestas a una excesiva insolación. La lámina foliar de estas especies, a través de la quilla, manifiesta una apertura parcial mostrando una involución en forma de "V." En el resto de las especies alpinas la lámina tiene una involución en forma de "U" o es convoluta, lo cual evita también que la lámina se exponga completamente a la insolación (Ellis 1976; Gómez-Sánchez y Koch 1998; Mejía-Saulés y Gómez-Sánchez 2001) y así regula la pérdida de agua.

Las células buliformes se restringen a los surcos adaxiales, son conspicuas, en forma de abanico (Figs. 14, 16, 23) o son redondas (Figs. 18, 22 y 24). Las trece especies alpinas, estudiadas aquí, muestran células buliformes. Estas células responden a cambios de turgencia provocando la involución de la lámina, mecanismo que regula el paso de luz hacia el mesófilo y la evapotranspiración (Ellis 1979). Estas células no sólo intervienen en la apertura y cierre de la lámina, sino también en la absorción y retención de agua (Tschirch 1882, citado por Ellis 1976). Así entonces, cuando las células buliformes disminuyen su turgencia provocan en la lámina un enrollamiento gradual evitando así que la lámina tenga una excesiva exposición a la luz solar (Ellis 1976, Gómez-Sánchez y Koch 1998). De esta manera, las especies alpinas son beneficiadas porque las células buliformes permiten la involución de la lámina y absorben y retienen agua favoreciendo su supervivencia en los zacatonales alpinos, mismos que están expuestos a una intensa y prolongada insolación y a sequías extremas.

Células incoloras conspicuas dispuestas en columnas que atraviesan el mesófilo se observan en *Muhlenbergia nigra*, *M. orophila* y *M. quadridentata* (Figs. 16, 25 y 26). Estas células incoloras, que frecuentemente están asociadas a las buliformes, funcionan como canales facilitando y regulando el paso de luz hasta las células de clorénquima (Ellis 1976) o las de la vaina Kranz. Esta regulación, además de incidir en un metabolismo eficiente, evita alteraciones al material genético de los cloroplastos, mismas que pudieran ser provocadas si la lámina tuviése una prolongada exposición a los rayos ultravioleta (Ellis 1976; Salisbury y Ross 1994; Gómez-Sánchez y Koch 1998).

Las tres especies de *Muhlenbergia* (Figs. 25 y 26) estudiadas aquí, manifiestan una anatomía Kranz y metabolismo $C_4$. Estas especies muestran el mesófilo reducido, regularmente dispuesto alrededor de los haces vasculares, estos últimos, están protegidos por una vaina a manera de corona (vaina del haz) de células grandes donde está contenida la mayor parte de los cloroplastos y la presencia de células buliformes e incoloras es importante (Ellis 1976). Estos rasgos permiten que las plantas toleren con éxito las altas temperaturas por una insolación excesiva (Salisbury y Ross 1994). Esta estrategia es común en ambientes como el de los pastizales alpinos o las zonas secas o desérticas, donde la radiación solar es alta y prolongada.

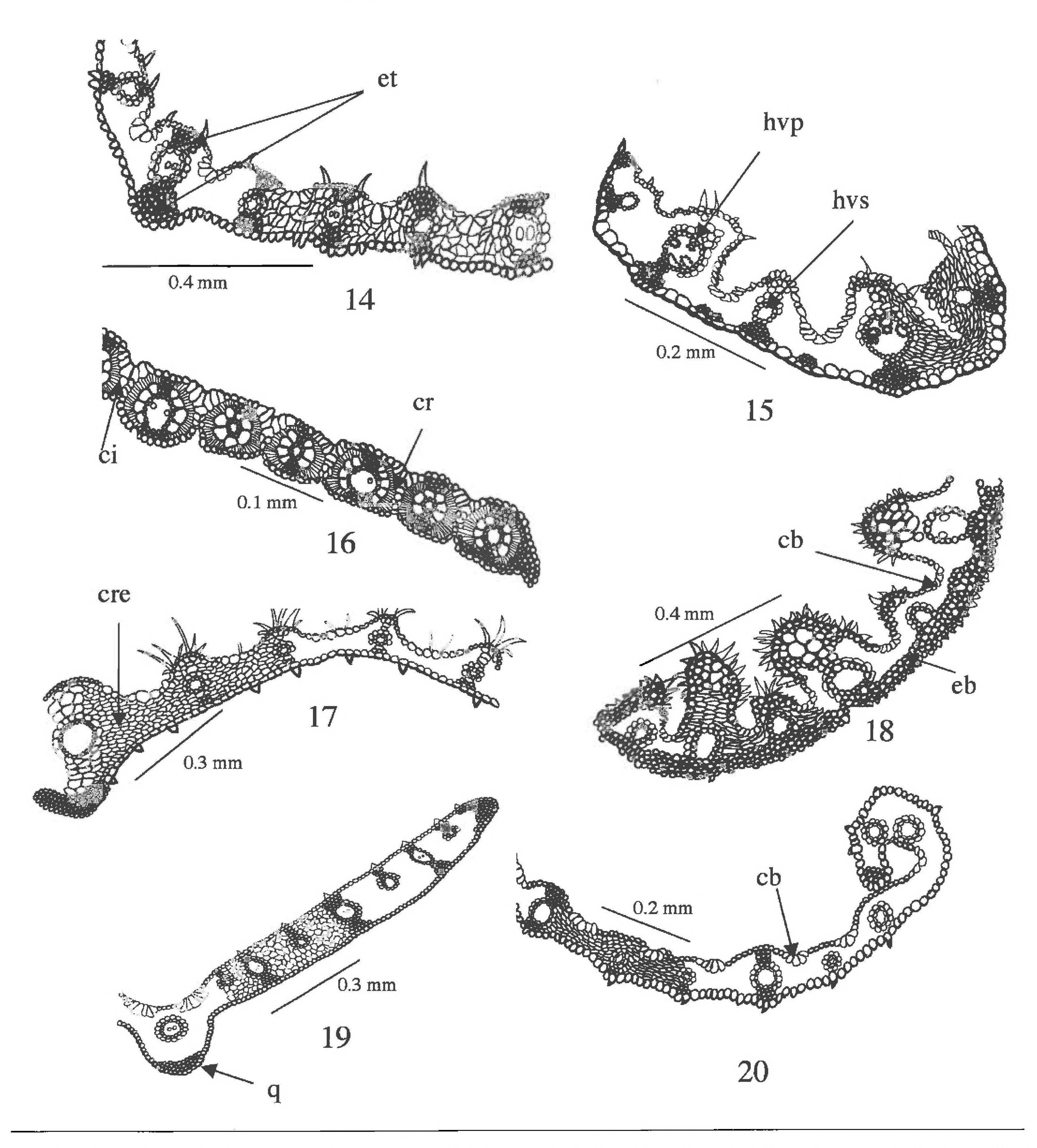
Todas las especies alpinas, excepto *Bromus anomalus* Rupr. ex E. Fourn. y *B. exaltatus* Bernh., tienen

CUADRO 3. Caracteres diferenciales en la estructura interna de las especies alpinas. **ab** = abaxial, **ad** = adaxial, **E** = esclerénquima, **HV** = haces vasculares, **HVP** = haces vasculares primarios, **HVS** = haces vasculares secundarios, **VH** = vaina del haz.

| **Carácter/especie** | ***Bromus anomalus*** | ***Bromus exaltatus*** | ***Calamagrostis orizabae*** | ***Calamagrostis tolucensis*** | ***Deschampsia liebmanniana*** | ***Festuca hephaestophila*** | ***Festuca rosei*** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Posición de HV en la lámina | central | central | ab | ab | central | central | central |
| Forma de VH en HVP | redonda | ovada | redonda | redonda | redonda | ovada | redonda |
| Forma de VH en HVS | redonda | ovada | redonda | redonda | redonda | redonda | redonda |
| Distribución de E ab en HVP | traba | traba | traba | traba | hebra | hebra | traba |
| Distribución de E ad en HVP | traba | traba | ausente | hebra | hebra | ausente | hebra |
| Distribución de E ab en HVS | traba | traba | traba | traba | hebra | hebra | traba |
| Distribución de E ad en HVS | ausente | traba | hebra | hebra | hebra | ausente | hebra |
| Distribución de E ab intercostal | ausente | ausente | banda | banda | hebra | ausente | hebra |
| Banda de E ab. | ausente | ausente | presente | presente | ausente | ausente | ausente |
| Extensión de la VH | ausente | ausente | ad | presente | ausente | ausente | ad |
| Interrupción de VH en HVP | ab y ad | ab y ad | ab | ab | ab | ausente | ab |
| Clorénquima continuo entre HV | presente | presente | presente | presente | presente | presente | presente |
| Arreglo del clorénquima | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular |
| Profundidad de surcos ad. | ausente | ligera | ligera | fuerte | ligera | fuerte | fuerte |
| Forma de costillas ad. | ausentes | redonda | ovadas | triangulares | triangulares | triangulares | triangulares y ovadas |
| células incoloras | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| células buliformes | abanico | abanico | redondas | redondas | abanico | redondas | no vistas |
| Quilla | ausente | ausente | ausente | presente | presente | ausente | Ausente |

CUADRO 3 (Continuación)

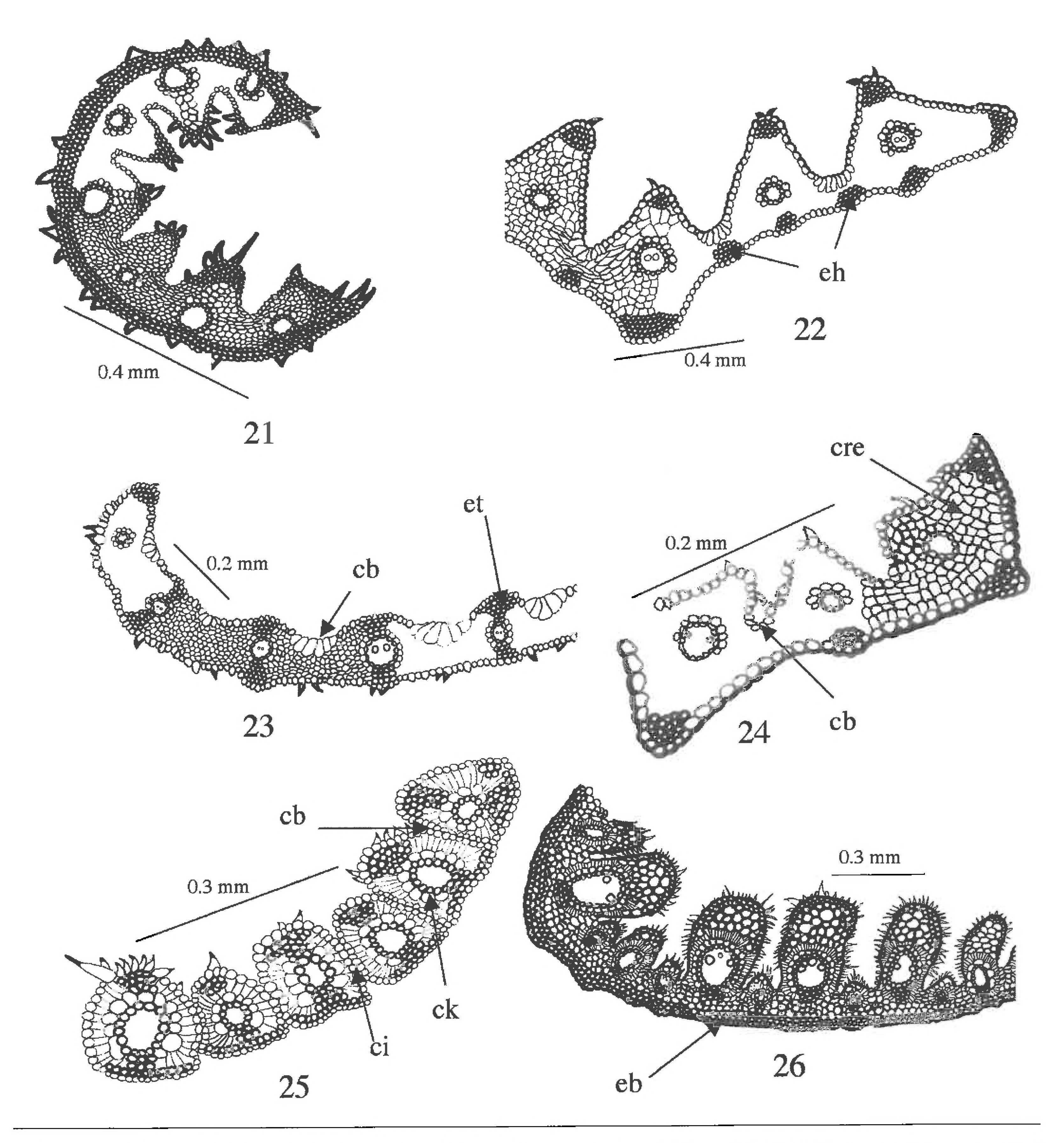
| Carácter/especie | *Muhlenbergia quadridentata* | *Muhlenbergia nigra* | *Muhlenbergia orophila* | *Poa orizabensis* | *Triniochloa stipoides* | *Peyritschia koelerioides* |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Posición de HV en la lámina | central | central | central | central | central | central |
| Forma de VH en HVP | ovada | ovada | redonda | redonda | redonda | redonda |
| Forma de VH en HVS | redonda | ovada | redonda | ovada | redonda | ovada |
| Distribución de E ab en HVP | traba | hebra | traba | hebra | traba | traba |
| Distribución de E ad en HVP | traba | hebra | traba | ausente | hebra | traba |
| Distribución de E ab en HVS | traba | hebra | traba | traba | traba | hebra |
| Distribución de E ad en HVS | traba | hebra | traba | traba | hebra | traba |
| Distribución de E ab intercostal | ausente | banda | ausente | ausente | ausente | ausente |
| Banda de E ab. | ausente | presente | ausente | ausente | ausente | ausente |
| Extensión de la VH | ausente | ausente | ausente | ab y ad | ab y ad | ausente |
| Interrupción de VH en HVP | ab y ad | ab | ab y ad | ausente | ausente | ab y ad |
| Clorénquima continuo entre HV | ausente | presente | ausente | presente | presente | ausente |
| Arreglo del clorénquima | regular | regular | regular | irregular | irregular | irregular |
| Profundidad del surco ad. | ligera | fuerte | ausente | ausente | ligera | ligera |
| Forma de costillas | ovadas | ovada | redondas | ausentes | ovadas | redondas |
| células incoloras | en columna | en columna | en columna | ausentes | ausentes | ausentes |
| células buliformes | no vistas | no vistas | abanico | redondas | abanico | abanico |
| Quilla | ausente | ausente | presente | presente | ausente | presente |




**Figs. 14–20.** **Estructura interna de la lámina foliar de especies alpinas. 14.** ***Bromus exaltatus*** **(*Díaz Pérez 5963*, IEB). 15.** ***Festuca rosei*** **(*González et al. 26*, IEB). 16.** ***Muhlenbergia orophila*** **(*Herrera 325*, IEB). 17.** ***Triniochloa stipoides*** **(*Rzedowski 42438*, IEB). 18.** ***Calamagrostis orizabae*** **(*Ventura 1824*, IEB). 19.** ***Poa orizabensis*** **(*Koch 75519*, ENCB). 20.** ***Bromus anomalus*** **(*Rzedowski 29299*, ENCB). cb = células buliformes, ci = células incoloras, cr = clorénquima regular (radial), cre = clorénquima irregular (no radial), eb = esclerénquima en banda, et = esclerénquima en traba; hvp = haz vascular primario; hvs = haz vascular secundario, q = quilla.**

hojas más estrechas y delgadas que las subalpinas. Esto sugiere que hay una relación estrecha entre la anchura y el grosor de la lámina y la exposición continua a ambientes secos, aspecto que coincide con Redman (1985, citado por Gómez-Sánchez y Koch 1998) quién determinó que la anchura y el grosor de la hoja están asociados a la resistencia a sequía.

*Bromus anomalus* y *B. exaltatus* (Figs. 14 y 20), como las demás especies alpinas, desarrollan un esclerénquima copioso que forma trabas abajo y arriba de los haces vasculares, tienen láminas estrechas, células buliformes dispuestas en forma de abanico y poseen aguijones de paredes gruesas y lignificadas




**Figs. 21–26.** Estructura interna de la lámina foliar de especies alpinas. **21.** *Calamagrostis tolucensis* (*Sánchez 85*, IEB). **22.** *Deschampsia liebmanniana* (*Koch 96269*, ENCB). **23.** *Peyritschia koelerioides* (*Rzedowski 41933*, IEB). **24.** *Festuca hephaestophila* (*González y García 151*, IEB). **25.** *Muhlenbergia quadridentata* (*Miranda et al. 894*, IEB). **26.** *Muhlenbergia nigra* (*López-Campos 755*, IEB). **cb** = células buliformes, **ci** = células incoloras, **cre** = clorénquima irregular (no radial), **ck** = corona Kranz, **eh** = esclerénquima en hebra, **eb** = esclerénquima en banda, **et** = esclerénquima en traba.

en su estructura interna. No obstante, su epidermis abaxial (Figs. 1 y 7) es semejante a la que se observa en las especies subalpinas. Estos rasgos anatómicofoliares sugieren que, aunque estas especies predominan en lugares altos, cuentan con adaptaciones que les permite sobrevivir a las adversidades del tiempo de las regiones intermedias de los bosques y los pastizales.

***Anatomía foliar de gramíneas subalpinas.***—Estas especies habitan principalmente en claros ubicados en los bosques de *Pinus*, *Pinus-Quercus* y *Quercus*, desde 1500 hasta 3000 m de altitud, aunque también es posible localizarlas en sitios más altos. Estas plantas son hierbas perennes que forman macollas de aproximadamente 10–40 cm de altura, no obstante, algunos individuos llegan a medir hasta 90 cm ó más. La lámina

foliar de estas especies no desarrollan los mismos mecanismos de protección que las especies alpinas. Sobre la epidermis, los ganchos tienen su base mediana ó más ancha que los estomas y las púas son cortas. En el margen, los ganchos son cortos y de base angosta ó están ausentes en *Agrostis bourgeaei* E. Fourn. y *Phleum alpinum* L. En su estructura interna se identifica el esclerénquima escaso y dispuesto en hebras, a veces se observan pequeñas trabas de 2 a 4 células de ancho abajo de los haces vasculares primarios, el clorénquima es abundante con arreglo irregular y las células buliformes están dispuestas en abanicos pero son pequeñas, a veces son redondas. Todas las especies subalpinas, aquí estudiadas, carecen de células incoloras y de la corona Kranz manifestando una anatomía no-Kranz y metabolismo $C_3$.

***Epidermis abaxial.***—Los rasgos anatómicos observados en la epidermis abaxial de las especies subalpinas se describen en el Cuadro 4. El grupo de especies subalpinas, tratadas aquí, contrasta fuertemente con el grupo alpino en la mayoría de sus rasgos anatómicos. En la epidermis de estas especies subalpinas los ganchos son escasos y de tamaño menor (Fig. 27). *Agrostis tolucensis* Kunth y *Festuca tolucensis* Kunth (Figs. 28 y 29) poseen pequeños aguijones de tamaño medio en la región costal. *Poa annua* L. (Fig. 31) exhibe escasos aguijones en el margen de la lámina y, en otras especies los aguijones están ausentes Asimismo, las especies subalpinas carecen de micropelos bicelulares y macropelos. Estos rasgos sugieren que las especies subalpinas no están expuestas a fuertes vientos o heladas frecuentes, como ocurre con las alpinas, por lo que no requieren de una fuerte protección.

El tamaño pequeño de los ganchos y la ausencia de micropelos y macropelos hace suponer que estas especies no requieren evitar la pérdida de agua pues los árboles de los bosques les proveen de sombra, temperatura y humedad estables (Rzedowski 1978) por lo que la evapotranspiración, a través de los estomas, es baja (Salisbury y Ross 1994). La ausencia de aguijones (en la mayoría de las especies), micropelos y macropelos sugiere que estas especies no están expuestas a sequía (Gómez-Sánchez y Koch 1998; Nava-Rojo et al. 2002), o al menos no a condiciones tan adversas como sucede con las especies alpinas. Esta condición contrasta con la presencia de aguijones, micro y macropelos en especies alpinas y también en aquellas de zonas desérticas.

Los estomas están dispuestos en una o varias hileras (Figs. 30 y 31). En ocasiones, los estomas no están visibles, probablemente porque están cubiertos por los escasos aguijones, están inmersos en el mesófilo y éste se eliminó durante el proceso de aislamiento de la epidermis, o bien están confinados a los surcos de la lámina.

En la mayoría de las especies subalpinas, los cuerpos de sílice son escasos y/o pequeños y se observan en forma de hígado (Fig. 33), alargados (Figs. 27, 28 y 32) y redondos o cuadrados (Fig. 34). Este carácter está asociado a las paredes anticlinales de las células largas lisas (Figs. 27, 31 y 32) y ambos rasgos, permiten que las láminas sean laxas y menos rígidas que aquellas de las especies alpinas, lo que coincide con la opinión de Ellis (1979).

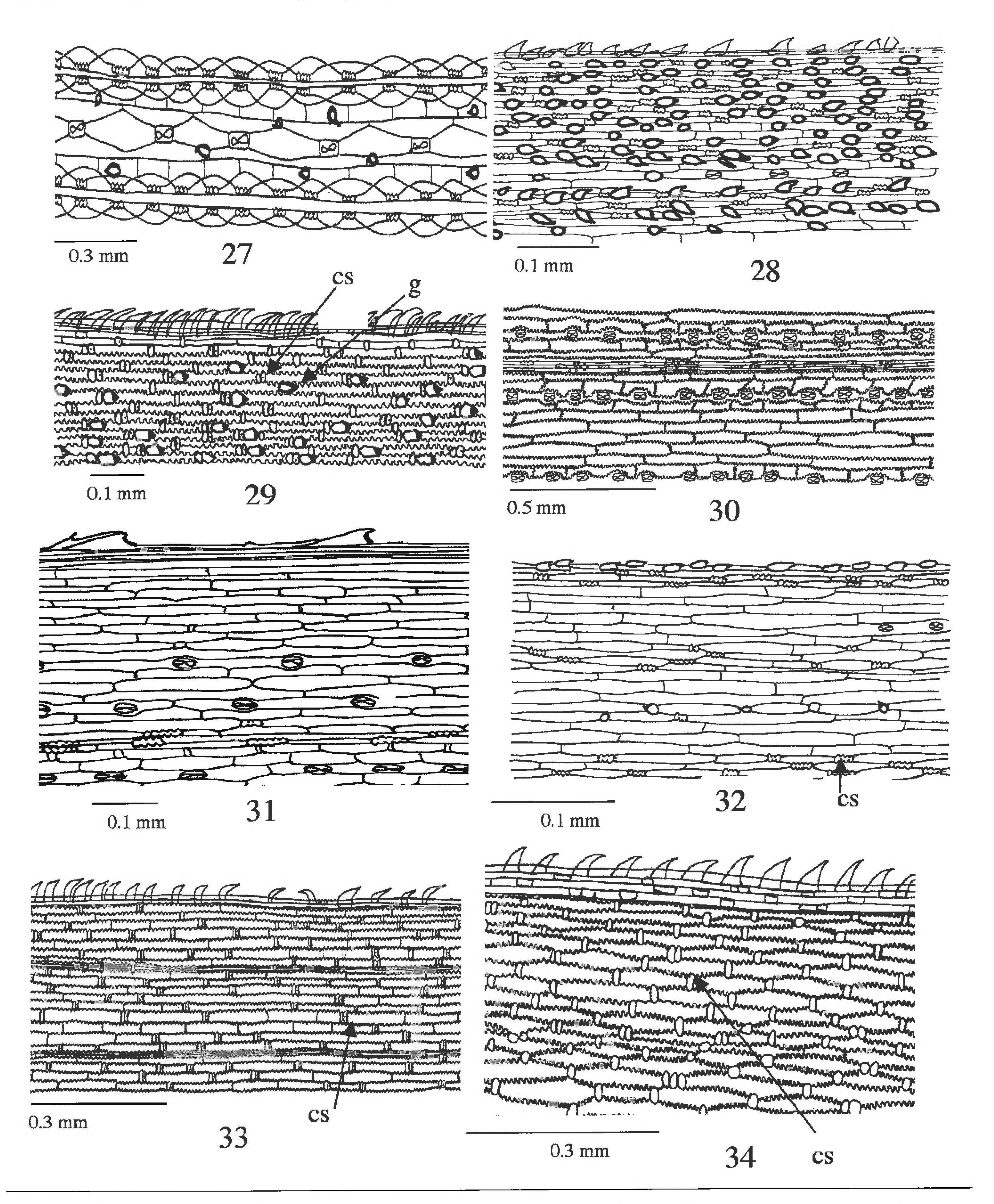
***Estructura interna.***—Los caracteres anatómicofoliares internos de las especies subalpinas se describen en el Cuadro 5. El esclerénquima es escaso y se desarrolla en hebras, pequeñas trabas de apenas 2–3 células de alto (Figs. 36 y 37) o en banda (Fig. 37). Este desarrollo y disposición del esclerénquima contrasta con el esclerénquima copioso de las especies alpinas. Esto sugiere que las especies subalpinas no necesitan extrema protección contra daños mecánicos.

Las especies subalpinas exhiben clorénquima abundante dispuesto de manera irregular y sus células generalmente son grandes (Figs. 38–40). Las células del mesófilo grandes sugieren que estas especies tienen una buena absorción, retención y disponibilidad de agua.

De acuerdo con el criterio de Ellis (1976), la ausencia de costillas y surcos en la lamina de especies como *Dissanthelium californicum* (Nutt.) Benth. (Fig. 41) o *Poa annua* L. (Fig. 42), o costillas y surcos levemente pronunciadas como en *Festuca tolucensis* Kunth (Fig. 37), se asocian con la apertura completa de la lámina lo que sugiere que estas especies no están expuestas a la radiación solar por periodos prolongados o la intensidad de la luz solar no es extrema. *Festuca livida* (Kunth) Willd. ex Spreng. (Fig. 35) y las tres especies de *Agrostis* (Figs. 38, 39 y 40) muestran surcos y costillas pronunciadas, no obstante, la cantidad

CUADRO 4. Caracteres diferenciales observados en la epidermis abaxial de las especies subalpinas. **CS** = cuerpos de sílice, **RC** = región costal, **RI** = región Intercostal.

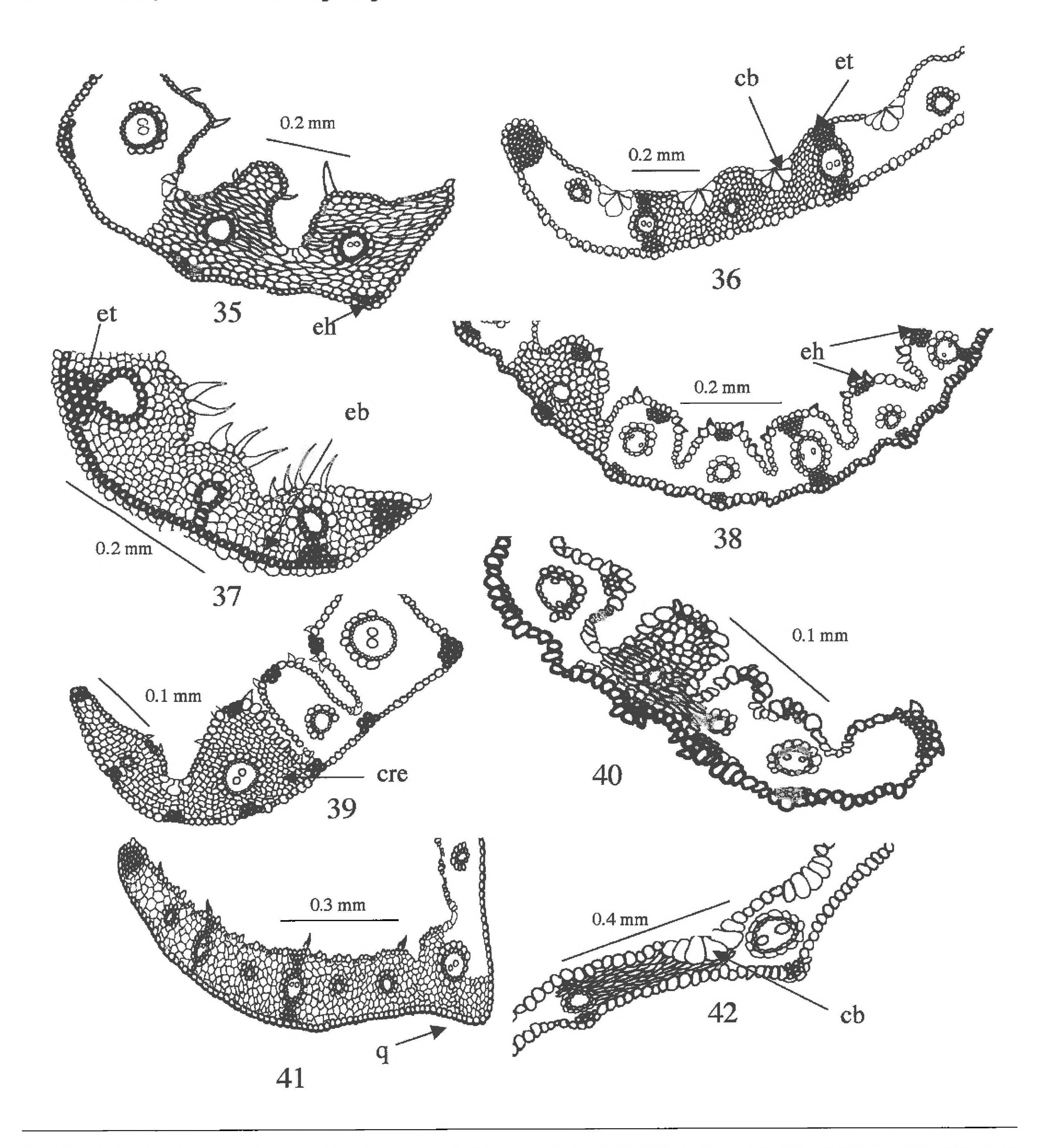
| Carácter / especie | *Agrostis bourgei* | *Agrostis tolucensis* | *Agrostis subpatens* | *dissanthelium californicum* | *Festuca tolucensis* | *Festuca livida* | *Phleum alpinum* | *Poa annua* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Aguijones costales | ausentes | presentes | ausentes | presentes | presentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Aguijones intercostales | presentes | presentes | presentes | presentes | presentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Diferenciación de RC y RI | si | si | no | si | si | si | si | no |
| Forma de estomas | cuadrados | elípticos | elípticos | no vistos | elípticos | no vistos | cuadrados | elípticos |
| Disposición de estomas | 1 hilera | 1 hilera | 1 hilera | no vistos | 1 hilera | no vistos | 2 hileras | 2 hileras |
| Forma de CS | alargados | alargados | alargados | hígado | hígado | cuadrados y redondos | alargados | alargados |
| Macropelos | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Micropelos | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Paredes anticlinales de células largas | lisas | lisas | lisas | leve a profundamente sinuosas | leves a profundamente sinuosas | leve a profundamente sinuosas | leve a profundamente sinuosas | lisas |




Figs. 27–34. Epidermis abaxial de la lámina foliar de especies subalpinas. **27.** *Agrostis bourgeaei* (*Rzedowski 37853*, IEB). **28.** *Agrostis tolucensis* (*Rzedowski 23315*, ENCB). **29.** *Festuca tolucensis* (*González y Vera 206*, IEB). **30.** *Phleum alpinum* (*Rzedowski 25407*, ENCB). **31.** *Poa annua* (*Rivas y Campos 41*, IEB). **32.** *Agrostis subpatens* (*Rzedowski 36013*, IEB). **33.** *Dissanthelium californicum* (*Rzedowski 20174*, ENCB). **34.** *Festuca livida* (*González y Hernández 104*, IEB). cs = cuerpo de sílice, g = gancho.

CUADRO 5. Caracteres diferenciales observados en la estructura interna de las especies subalpinas. **Ab** = abaxial, **ad** = adaxial, **E** = esclerénquima, **HV** = haces vasculares, **HVP** = haces primarios, **HVS** = haces vasculares secundarios, **VH** = vaina del haz.

| **Carácter/especie** | ***Agrostis bourgeaei*** | ***Agrostis tolucensis*** | ***Agrostis subpatens*** | ***Festuca tolucensis*** | ***Festuca livida*** | ***Phleum alpinum*** | ***Poa annua*** | ***Dissanthelium californicum*** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Posición de HV en la lámina | central | ab | central | central | central | central | central | central |
| Forma de VH en HVP | ovada | redonda | redonda | redonda | redonda | ovada | redonda | ovada |
| Forma de VH en HVS | redonda | redonda | redonda | redonda | redonda | redonda | redonda | redonda |
| Distribución de E ab en HVP | traba | hebra | hebra | traba | hebra | traba | hebra | traba |
| Distribución de E ad en HVP | traba | hebra | hebra | ausente | ausente | traba | ausente | traba |
| Distribución de E ab en HVS | hebra | hebra | hebra | traba | hebra | ausente | hebra | ausente |
| Distribución de E ad en HVS | hebra | hebra | hebra | ausente | ausente | ausente | hebra | ausente |
| Distribución de E ab intercostal | ausente | ausente | hebra | banda | ausente | ausente | ausente | ausente |
| Banda de E abaxial | ausente | ausente | ausente | presente | ausente | ausente | ausente | ausente |
| Extensión de la VH | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente |
| Interrupción de VH en HVP | ab | abaxial | ab | ab | ab | ab y ad | ausente | ab y ad |
| Clorénquima continuo entre HV | presente | presente | presente | presente | presente | presente | presente | presente |
| Arreglo del clorénquima | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular | irregular |
| Profundidad del surco ad. | fuerte | fuerte | fuerte | ligera | fuerte | ligera | ausente | ausente |
| Forma de costillas | ovada | triangular y cuadrada | triangular y ovada | ovada | triangular | ovada | ausentes | ausentes |
| Células incoloras | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes | ausentes |
| Células buliformes | redondas | redondas | abanico | redondas | abanico | abanico | abanico | redondas |
| Quilla | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente | ausente | presente | presente |




**Figs. 35–42.** **Estructura interna de la lámina foliar de especies subalpinas. 35.** ***Festuca livida*** **(*Méndez Ibarra 188*, IEB). 36.** ***Phleum alpinum*** **(*Reeder & Reeder 5374*, ENCB). 37.** ***Festuca tolucensis*** **(*González y Vera 206*, IEB). 38.** ***Agrostis bourgeaei*** **(*Rzedowski 25949*, ENCB). 39.** ***Agrostis subpatens*** **(*Rzedowski 36013*, IEB). 40.** ***Agrostis tolucensis*** **(*Rzedowski 41921*, ENCB). 41.** ***Dissanthelium californicum*** **(*Rzedowski 22848*, ENCB). 42.** ***Poa annua*** **(*Morones 052*, IEB). cb = células buliformes, cre = clorénquima irregular (no radial), eb = esclerénquima en banda, eh = esclerénquima en hebra, et = esclerénquima en traba, q = quilla.**

de mesófilo es abundante, las células epidérmicas son grandes y el esclerénquima es escaso, lo que indica que las especies disponen de buena condición hídrica.

*Agrostis subpatens* Hitchc., *Dissanthelium californicum* y *Poa annua* (Figs. 39, 41 y 42) tienen una quilla, sin embargo, en la primera especie la quilla está provista de una pequeña hebra de esclerénquima, en la segunda el esclerénquima está ausente y, en la tercera, la quilla tiene solamente un pequeño cúmulo de células de esclerénquima. En los tres casos, la quilla solamente es un elemento que da forma a la lámina y proporciona un ligero sostén (Ellis 1976).

*Phleum alpinum* (Fig. 36) y *Poa annua* (Fig. 42) muestran células buliformes dispuestas en abanico y ocupan la mitad o más de la mitad del grosor de la lámina. No obstante, las células buliformes en la mayoría de las especies subalpinas son de menor tamaño que aquellas de las especies alpinas, lo cual sugiere que la involución de la lámina ocurre en menor grado que en las especies alpinas, puesto que no están expuestas a una pérdida excesiva de agua.

En contraste con el grupo alpino, las especies subalpinas estudiadas carecen de células incoloras y tienen anatomía no-Kranz y metabolismo $C_3$. Esta condición también es típica en especies que crecen en climas templados y presume que las especies subalpinas reciben luz en cantidad e intensidad adecuadas (Ellis 1976; Hattersley y Watson 1975; Nava-Rojo et al. 2002).

*Dissanthelium californicum* (Fig. 33), *Festuca livida* (Fig. 34), *F. tolucensis* (Fig. 29) y *Phleum alpinum* (Fig. 30) tienen, en su epidermis, células largas con paredes anticlinales profundamente sinuosas y numerosos cuerpos de sílice como el grupo de especies alpinas. No obstante y como el resto de las especies subalpinas, carecen de aguijones o cuando existen son cortos y de paredes delgadas poco lignificadas, en su estructura interna el esclerénquima es escaso y el mesófilo es conspicuo, mismo que se dispone de manera irregular y sus células son grandes, aumentando así el grosor de la lámina lo que sugiere una presencia de humedad estable (Ellis 1976).

*Festuca tolucensis* muestra una combinación de caracteres tanto de especies alpinas como de las subalpinas. Esta especie exhibe, en su estructura interna, pequeñas trabas abaxiales de esclerénquima que conectan a los haces vasculares primarios, el clorénquima está ampliamente desarrollado y sus células son grandes dispuestas irregularmente, la involución de la lámina tiene forma de "U" y, las púas y ganchos sobre las caras adaxial y abaxial son grandes y de paredes delgadas (Fig. 37). Sin embargo, el esclerénquima es escaso y ausente de la superficie adaxial de la lámina, los aguijones tienen paredes con escasa lignificación y son cortos como en las especies subalpinas que habitan lugares estables. Esta combinación de caracteres anatómicofoliares sugiere que *F. tolucensis* está adaptada a ambos ambientes lo cual explica su abundancia en los pastizales alpinos y su presencia en claros de bosques de pino-encino (Rzedowski 1978). Situación similar ocurre con *Phleum alpinum*, especie con algunos caracteres de las especies alpinas como el esclerénquima en trabas abaxiales y adaxiales que conectan a los haces vasculares con la epidermis, células buliformes en abanico y paredes anticlinales de las células largas de leve a fuertemente sinuosas (Figs. 30 y 36). No obstante y como las especies subalpinas, carece de cuerpos de sílice o son escasos, los aguijones son cortos y de paredes delgadas, el esclerénquima es escaso, los surcos y costillas adaxiales son apenas notorias y la lámina está expuesta y tiene mayor anchura y grosor.

Existen diferencias anatómicas importantes entre las especies que prosperan en los pastizales alpinos y las que habitan en el interior de los bosques. Las primeras desarrollan mecanismos que las protegen contra diversos daños y se reflejan con claridad en su anatomía foliar. Nuestros resultados sugieren que conforme se avanza en altitud, las condiciones atmosféricas son más agresivas para las especies de gramíneas que habitan las altas montañas, de manera que éstas desarrollan caracteres anatómicos que les permiten permanecer con éxito en esas altitudes y condiciones ecológicas. A partir de un bosque de encino y hacia el pico de una montaña, a mayor altitud mayor es la agresión ambiental y el desarrollo de fibras del esclerénquima se incrementa, el tamaño de las células buliformes es mayor, las células incoloras son conspicuas, la anchura y el grosor de la lámina es menor, el clorénquima y la cantidad de estomas se reducen, y los aguijones aumentan su tamaño y el grosor de sus paredes. Especies, como *Muhlenbergia nigra, M. orophila* y *M. quadridentata* tienen anatomía Kranz y una fisiología alterna, la $C_4$. Estos rasgos les permiten tolerar las distintas condiciones extremas (Ellis 1977 y Salisbury y Ross 1994) que prosperan en estos ambientes de alta montaña. Dadas las condiciones tan especiales que imperan en los ambientes de alta montaña, es posible que otras especies alpinas y subalpinas tengan distintos patrones anatómicos a los descritos aquí, lo cual podría confirmarse estudiando un número más amplio de especies.

APÉNDICE 1

ESPECÍMENES REVISADOS

*Agrostis bourgeaei* E. Fourn. **MÉXICO. Ixtapaluca:** estación experimental de investigación y enseñanza de Zoquiapan, 8 km al sur de Río Frío, S. D. *Koch 75328* (ENCB). **Ixtapaluca:** estación experimental de investigación y enseñanza de Zoquiapan, 8 km al sur de río Frío, *Vega 186* (ENCB). **Tlalmanalco:** La Ciénega, región de Peñas Cuatas, *S. Acosta 961* (ENCB). **Ayucan:** 3 km al NW de San Luis Ayucan, *Acosta 35955* (IEB). **Iturbide:** alrededores de la presa Iturbide, *Rzedowski 38021* (IEB). *Agrostis subpatens* Hitchc. **MÉXICO**. alrededores de la Joya de Alcalican, *Rzedowski 36013* (IEB). *Agrostis tolucensis* Kunth. **MÉXICO. Amecameca:** la Joya de Alcalican, *Castellanos s.n.* (IEB). **Tlacotepec:** Cerro Teotepec, *Rzedowski 18147* (ENCB). **DISTRITO FEDERAL. Deleg. Cuajimalpa:** Puerto de las Cruces, *Herrera 288* (IEB). **MICHOACÁN. Huiramba:** parte alta del Cerro del Burro, *Rzedowski 41921* (IEB). **Angangueo:** camino al vivero Sierra de Chincua, *Macaria Mejía s.n.* (IEB). *Bromus anomalus* Rupr.ex. E. Fourn. **HIDALGO. Zempoala:** Sierra de los Pitos, *Benítez 277* (ENCB), 5 km al N de Atizapán, *Rzedowski 20921* (ENCB). *Bromas exaltatus* Bernh. **MÉXICO. Ixtapaluca:** Estación de investigación y enseñanza Zoquiapan, carretera Mèxico-Puebla, 8 km, al S de rìo Frìo, camino 5, *Vega 288* (ENCB). **HIDALGO. El Chico:** cerro de Las Ventanas (sierra de Pachuca), *Vera 777* (ENCB). *Calamagrostis oriabae* (Rupr. ex E. Fourn) Beal. *Ventura 1824* (IEB) (sin registro de lugar de colecta). *Calamagrostis tolucensis* (Kunth) Trin. ex Steud. **México. Ixtapaluca:** cerro Tláloc, *Flores 288* (IEB). **San Mateo:** a 2.4 km de la desviación al Nevado de Toluca, *Manrique et al. 271* (IEB). **Tlalmanalco:** la Ciénega, región de la cabeza del Ixtaccíhuatl, *Rzedowski 37689* (ENCB). **Santa Ana Xilotzingo:** alrededores del Llano de la Horca, *Rzedowski 31668* (ENCB). **PUEBLA:** 2.3 km a Río Frío, barranca entre supercarretera y carretera libre México-Puebla, *Weber 541* (ENCB). **DISTRITO FEDERAL:** ladera E del Cerro Pelado, serranía del Ajusco, *Rzedowski 12626a* (ENCB). *Deschampsia liebmanniana* (E. Fourn.) Hitchc. **MÉXICO. Tlalmanalco:** alrededores del Llano Grande, arriba de san Rafael, *Rzedowski 38266* (ENCB). **La Ciénega:** región de Peñas Cuatas, cerca de la cabeza del Ixtaccíhuatl, *Rzedowski 37189* (IEB). Vertiente SW del Ixtaccíhuatl, 4 km al N de la estación retransmisora, *Rzedowski 20163* (ENCB. **MICHOACÁN. Santa Clara del Cobre:** La Laguna, cerca de San Gregorio, *Santos 1014* (ENCB). **Tancítaro:** above apo on cerro Tancítaro, *Geredu 585* (ENCB). **DISTRITO FEDERAL:** alrededores de la estación La Cima, serranía del Ajusco, *Rzedowski 12597* (ENCB). *Dissanthelium californicum* (Nutt.) Benth. **MÉXICO. Texcoco:** Cerro Tláloc. **Sierra Nevada:** zona alpina, pradera alpina con *C. tolucensis* y *Festuca tolucensis. Wendt y Atkinson 3950* (ENCB). *Festuca hephaestophila* Nees ex Steud. **MÉXICO. Ixtapaluca:** estación experimental de investigación y enseñanza de Zoquiapan, 8 km al S de Río Frío, *González et al. 99* (IEB). *Festuca livida* (Kunth) Willd. ex Spreng. *González y Hernández 104* (IEB), *Méndez 188* (IEB). Sin registro de colecta. *Festuca rosei* Piper. **MICHOACÁN. Santa Clara del Cobre:** cerro El Frijol, al N de Santa Juana, *Pérez 690* (IEB). *Festuca tolucensis* Kunth. **MICHOACÁN. Zinapécuaro:** parte alta del cerro San Andrés, *Zamudio 5586* (IEB). **MÉXICO. Amecameca:** la Joya de Alcalican, *Cruz 14* (IEB). *Muhlenbergia nigra* Hitchc. **MÉXICO. Amecameca:** 10 km al E de Amecameca, sobre el camino a Tlamacas, *Rzedowski s.n.* (ENCB). **MICHOACÁN. Quiroga:** cerro del Tzirate, *López 755* (IEB). *Muhlenbergia orophila Swallen.* **DISTRITO FEDERAL. Cuajimalpa:** Puerto de las Cruces, *Herrera 325* (IEB). *Muhlenbergia quadridentata* (Kunth) Trin. **PUEBLA:** Ladera E del Popocatépetl, 10 km al W de Santiago Salicinta, *Herrera y Cortés 917* (IEB). **MÉXICO:** Parque Nacional La Marqueza, 1 km al S de la Marqueza, *Herrera y Cortés 929* (IEB). **MÉXICO:** a 7.2 km de la desviación al Nevado de Toluca, carretera Toluca-Temascaltepec, *Manrique et al. 260* (IEB). **MÉXICO. Amecameca**, La Joya de Alcalican, *Magallón B. 1319* (IEB). **MICHOACÁN. Quiroga:** cerro del Tzirate, *López 1176* (IEB). **MÉXICO. Ixtapaluca:** estación experimental de investigación y enseñanza de Zoquiapan. 8 km al S de Río Frío, *Vega 135* (ENCB). **DISTRITO FEDERAL. Milpa Alta:** cerro Tilcoayo, *Miranda et al. 894* (IEB). *Peyritschia koelerioides* (Peyr.) E. Fourn. **MICHOACÁN. Huiramba:** parte alta del Cerro del Burro, *Rzedowski 41933* (IEB). *Phleum alpinum* L. **VERACRUZ. Perote:** Cofre de Perote, lado N en la base del macizo de roca que se encuentra en la cima del Cofre de Perote, *González et al.136* (ENCB). *Poa annua* L. **MÉXICO. La Joya de Alcalican:** parte SW del Ixtaccíhuatl, *Rzedowski 25676* (IEB). **Amecameca:** 10 km al E de Amecameca, *Jiménez 76* (IEB). **Ixtapaluca:** Est. Exp. de Inv. de Zoquiapan, 8 km al S de Río Frío, *Koch 75519* (ENCB). **HIDALGO. Epazoyucan:** 3 km al SE de Real del Monte, *Medina-Cota 1466* (IEB). **DISTRITO FEDERAL:** claros cercanos al 4º dinamo de c/treras, *Rzedowski 20381* (IEB), **Tlalpan:** Cerro del Ajusco, *Bojorquez s.n.* (IEB). **VERACRUZ. Calcahualco:** 8 km al O de Calcahualco, *Mejía-Sauléz 1151* (IEB). **MICHOACÁN. Pátzcuaro:** Joya de Las Navas, *Escobedo 669* (IEB). **JALISCO. Mazamitla:** a 6 km de Mazamitla por brecha a microondas El Montoso, *Morones G. 052* (IEB). *Poa orizabensis* Hitchc. **MËXICO. Ixtapaluca:** Estación Experimental de Investigación y Enseñanza de Zoquiapan , 8 km al S de Río Frío, *Koch 75519* (ENCB). *Triniochloa stipoides* (Kunth) Hitchc. **PUEBLA. Zacapoaxtla:** 8 km después de Zaragoza rumbo a Zacapoaxtla, *Núñez et al. 369* (COCA). **MICHOACÁN:** cerca de Pontezuela, 25 km al E de Morelia, sobre la carretera a Mil Cumbres, *Rzedowski 42438* (IEB). **MICHOACÁN. Pátzcuaro:** cerro Los Lobos, sobre carretera Pátzcuaro-Morelia, *Díaz 1670* (IEB). **MICHOACÁN. Pátzcuaro:** Joya de Las Navas, *Escobedo 661* (IEB). **GUANAJUATO. Jenécuaro:** terrenos pertenecientes a El Tejocote, *Rzedowski 50574* (IEB). **MICHOACÁN. Nahuatzen:** Cerros Pelón y Cherán de la Mojonera, *Martínez 402* (IEB). **Nahuatzen y Tingambato:** cerro La Bandera, cerca de Comachuen, *Martínez 752* (IEB). **Michoacán:** 19 km al E de Querétaro, sobre la carretera a Maravatio, *Rzedowski 40993* (IEB). **GUANAJUATO. Guanajuato:** 3 km al NE de Santa. Rosa. *Rzedowski 42044* (IEB). **QUERÉTARO. Pinal de Amoles:** al W de la cuesta de Huazmazantla, *carranza 2926* (IEB). **Pinal de amoles:** al S de los Pinos, *Carranza 2912* (IEB). **VERACRUZ:** Las Vigas, Los Hermanos, *Ventura 4306* (ENCB). **OAXACA. Sola de Vega:** carretera Puerto Escondido, 13 km al S de Sola de Vega, *Koch et al 79559* (CHAPA). **GUERRERO:** Heidoro, 68 km de filo de caballo por terracería a El Paraíso, *González-Ledesma et al. 487* (CHAPA). **NUEVO LEÓN. Zaragoza:** 9 km de Zaragoza por camino de terracería a La Encantada, *González-Ledesma y García 683* (CHAPA).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los herbarios IEB, CHAPA, COCA y ENCB por facilitar las muestras de las especies estudiadas. Robert W. Jones amablemente revisó el resumen en inglés. El Programa Integral para el Fortalecimiento Institucional (PIFI 2003-23-08) otorgó un apoyo a la segunda autora. Este trabajo se desarrolló con un apoyo parcial de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) a través del proyecto U031.

## REFERENCIAS

Brown, W.V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. Bot. Gaz. 119:170–178.

Brown, W.V. 1975. Variations in anatomy, associations, and origins of Kranz tissue. Amer. J. Bot. 62:395–402.

Brown, W.V. 1977. The kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. Mem. Torrey Bot. Club 23:1–97.

Cruz Díaz, J.E. 2005. Revisión taxonómica del género *Metcalfia* (Poaceae: Pooideae) en México. Tesis.de Licenciatura. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro.

Ellis R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. Bothalia 12:65–109.

Ellis R.P. 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the southern african Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. Agroplantae 9:73–110

Ellis R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12:641–671.

Gould, F.W. y R.B. Shaw. 1983. Grass systematics. Segunda edición. Texas A&M university press. College Station. Texas, E.U.A.

Gómez-Sánchez M. y S.D. Koch 1998. Estudio anatómico comparativo de la lámina foliar de *Eragrostis* (Poaceae: Chloridoideae) de México. Acta Bot. Méx. 43:33–56

Gómez-Sánchez M., P. Dávila-Aranda y J. Valdés-Reyna. 2001. Estudio anatómico de *Swallenia* (Poaceae: Eragrostidae: Monanthochloinae), un género monotípico de Norteamérica. Madroño 48:152–161.

González-Ledesma M. 1991. Revisión del género *Festuca* L. (Gramineae) en el Eje Neovolcánico Transversal. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Posgraduados. Montecillo, México.

González-Ledesma M. y S.D. Koch. 1994. Tres especies nuevas de *Festuca* (Poaceae: Pooideae) de México. Novon 4:25–30.

González-Ledesma M., M. Gómez-Sánchez, S.D. Koch y T. Mejía-Saulés. 1995. *Triniochloa talpensis* (Poaceae: Pooideae), a new species with deciduous leaves from México. Novon 5:36–39.

González-Ledesma M., S.D. Koch y M. Gómez-Sánchez. 1998. Two new species of *Festuca* (Gramineae: Pooideae) from Mexico. Novon 8:147–151.

Hattersley, P.W. y L. Watson. 1976. $C_4$ grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK-malic enzyme. Austral. J. Bot. 24:297–308.

Hernández Tórres I. y E.M. Engleman. 1995. Anatomía de la lámina foliar del género *Trisetum* (Gramineae: Pooideae) en México. Acta Bot. Méx. 31:39–50.

Holmgren, K.P., N.H. Holmgren y L.C. Barnett. 1990. Index herbariorum. Part 1. The herbaria of the world. Octava edición. New York Botanical Garden. Nueva York.

Johnson, S.C. y W.V. Brown. 1973. Grass leaf ultrastructural variations. Amer. J. Bot. 60:727–735.

Kaufman, P.B., P. Dayanandan, C.I. Franklin y Y Tateoka. 1985. Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shorts. Ann. Bot. 55:487–507.

McDonald, J.A. 1998. Fitogeografía e historia de la flora alpina-subalpina del noreste de México. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot, y J. Fa. Eds. Diversidad biológica de México, orígenes y distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp. 665–685.

Mejía-Saulés T. y M. Gómez-Sánchez. 2001. Primer registro de *Triniochloa andina* (Poaceae: Pooideae) para la Flora Colombiana. Caldasia 23(2):405–412.

Nava-Rojo A., M. Gómez-Sánchez y M. González-Ledesma. 2002. *Agrostis avenacea* (Poaceae: Pooideae) first record for the mexican flora. Sida 20:423–429.

Peterson, P.M. y Y. Herrera-Arrieta. 2001. A leaf blade anatomical survey of *Muhlenbergia* (Poaceae:Muhlenbergiinae). Sida 19:469–506.

Reyes Gutiérrez, G.B. 2004. Estudio morfológico y anatómico del género *Sporobolus* R. Br. (Poaceae: Cynodonteae) de la península de Yucatán. Tesis de licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México.

Salisbury, F.B. y C.W. Ross. 1994. Plant physiology. Fourth edition. Wadsworth Publishing Co. Belmont, California.

Smith, A.P. y T.P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:137–158.

Valdés-Reyna J. y S.L. Hatch. 1995. An anatomical study of *Erioneuron* and *Dasyochloa* (Poaceae: Chloridoideae: Eragrostideae) in North America. Sida 16:413–426.